

L'allométrie pondérale encéphalo-somatique chez les Urodèles.

I. Relations intraspécifiques

par Michel THIREAU *

Résumé. — La présente étude porte sur 9 espèces et sous-espèces d'Urodèles : *Salamandra s. fastuosa* (n = 82), *Salamandra s. terrestris* (n = 25), *Triturus h. helveticus* (n = 78), *Triturus a. alpestris* (n = 24), *Euproctus asper castelmouliensis* (n = 33), *Onychodactylus japonicus* (n = 18), *Hydromantes italicus* (n = 24) et *Batrachoseps attenuatus* (n = 25). Après une brève discussion de la morphologie externe de l'encéphale, diverses données pondérales (somatique Ps, encéphalique Pe) et métriques (longueurs museau-cloaque *a*, caudale *b* et totale *c*) sont évaluées selon un protocole strict. La liaison Pe/Ps est la plus étroite chez les Urodèles. Pour une même espèce, son coefficient d'allométrie dépend de nombreux facteurs : mode d'expression mathématique ; nombre, origine et maturité des individus. La valeur moyenne obtenue (par l'axe majeur réduit) est comparée à celle qui a été trouvée dans d'autres ordres de Vertébrés.

Abstract. — The present study is on 9 Urodeles species and subspecies : *Salamandra s. fastuosa* (n = 82), *Salamandra s. terrestris* (n = 25), *Triturus h. helveticus* (n = 78), *Triturus a. alpestris* (n = 24), *Euproctus asper castelmouliensis* (n = 33), *Onychodactylus japonicus* (n = 18), *Hydromantes italicus* (n = 24) et *Batrachoseps attenuatus* (n = 25). A brief discussion of the external morphology of the brain is followed by an evaluation, according to a defined procedure, of the various weight (somatic Ps, encephalic Pe) and metric (snout-vent *a*, tail *b* and total *c*) data. The Pe/Ps relationship is the most close among Urodeles. Inside a species, the coefficient of allometry depends on numerous factors : mathematical expression ; number, origin and maturity of the individuals. The mean value obtained (by reduced major axis) is compared with those found for other Vertebrates orders.

INTRODUCTION

L'anatomie quantitative de l'encéphale s'effectue sur plusieurs plans : encéphalisation, croissance encéphalique et analyse des masses nucléaires. Dans un récent travail (THIREAU, 1975) nous avons étudié les diverses masses nucléaires de *Salamandra salamandra* (L.), ce qui nous a donné l'occasion d'apprécier les avantages et de dénoncer les limites de la méthodologie employée et, en conséquence, d'estimer les résultats que l'on peut en espérer. Le contenu du concept d'encéphalisation a été précisé par BAUCHOT (1972), en rapport avec la phylogénie des Insectivores et des Primates ; prochainement, nous centrerons ce problème sur les Urodèles. Dans le présent travail, nous étudions la croissance encéphalique chez les Urodèles. Nous avons déjà abordé ce point dans des travaux antérieurs (THIREAU et coll., 1973 ; THIREAU, 1973 et 1974 ; THIREAU et BAUCHOT, 1974) dont les résultats sont repris dans cet article.

*Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Poissons), Muséum national d'Histoire naturelle, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, et Laboratoire de Neuroanatomie comparée, Université Paris VII, 2, place Jussieu, 75005 Paris.

TABLEAU I. — Inventaire des Urodèles récoltés ¹.

Noms	NUMÉROS DES INDIVIDUS ²	LOCALITÉS	DATE
<i>Triturus a. alpestris</i> (Laurenti)	1 et 2	Normandie	VI-72
	3 à 7	Luxembourg (environs)	IV-72
	8 à 24	Laharmand (par Chaumont)	IV-72
	25 à 29	Illois (par Aumale)	VI-73
<i>Salamandra s. terrestris</i> (Lacepède)	1 à 14	Rennes (forêt)	X-70
	15 à 25	Rennes (forêt)	III-72
<i>Salamandra atra</i> Laurenti	1 à 4	Bergun-Bravuogn (Grisons, Suisse)	VII-71
	5 à 19	Bergun-Bravuogn (Grisons, Suisse)	VII-73
<i>Onychodactylus japonicus</i> (Houttuyn)	1 à 18	Iinoemata Fukushima (Japon)	VI-72
<i>Hydromantes italicus gormanii</i> Lanza	1 à 3	Valdeblore la Bolline (près de Saint-Martin de Vésubie)	IV-73
	24	« Tana del Pollonedì Magnano » (Toscane, Italie)	VI-72
<i>Hydromantes italicus strinatii</i> Allen	4 à 23	Menton (environs)	IV-73
<i>Batrachoseps attenuatus</i> (Eschscholtz)	1 à 25	Moraga, Contra Costa Co. (Californie, États-Unis)	III-72

1. Pour *Salamandra s. fastuosa* Schreiber, *Euproctus asper* (Dugès), *E. a. castelmouliensis* Woltersdorff et *Triturus h. helveticus* (Razoumowsky), nous renvoyons à nos articles antérieurs.

2. Se reporter au tableau II.

Que faut-il comprendre par croissance encéphalique ? Des différences de vitesse de croissance encéphalique apparaissant au sein d'une même espèce, comme d'une espèce à l'autre, quelle signification faut-il leur attribuer ? L'estimation d'une valeur moyenne de l'allométrie de croissance encéphalique des Urodèles est-elle une caractéristique de groupe ? Peut-on la comparer à celle, déjà mesurée, des Mammifères (BAUCHOT, 1972), des Sauriens (PLATEL, 1972) ou des Téléostéens (RIDET, 1973) ?

MATÉRIEL

Tous nos animaux ont été récoltés sur le terrain ; ceci confère une certitude plus grande à l'estimation individuelle des valeurs pondérales (somatique et encéphalique) que dans le cas d'individus issus d'élevages. Le tableau I résume diverses informations sur la provenance de nos animaux et la date de leur récolte, ceci afin de situer les populations dont ils sont issus, ce qu'il ne faut pas négliger délibérément ; nous aurons l'occasion de revenir sur ce point.

Pour *Salamandra s. fastuosa* Schreiber, *Euproctus a. asper* (Dugès), *Euproctus a. castelmouliensis* Wolterstorff et *Triturus h. helveticus* (Razoumowsky), nous renvoyons à nos articles antérieurs (THIREAU et coll., 1973 ; THIREAU, 1973 et 1974) pour connaître le lieu et la date de récolte, le détail des données numériques du matériel utilisé. *Salamandra s. terrestris* Lacepède et *Salamandra atra* Laurenti ont déjà été étudiés (THIREAU et BAUCHOT, 1974) sans que nous mentionnions les données numériques individuelles, que nous présentons aussi pour d'autres espèces : *Triturus a. alpestris* (Laurenti), *Hydromantes italicus gormani* Lanza, *Hydromantes i. strinatii* Aellen, *Onychodactylus japonicus* (Houttuyn) et *Batrachoseps attenuatus* (Eschscholtz) (tabl. II).

TABEAU II

N° : numéro de protocole ; F : femelle ; J : juvénile ; M : mâle ; Ps : poids somatique (en décigrammes) ; Pe : poids encéphalique (en milligrammes) ; a : longueur museau-cloaque ; b : longueur de la queue ; c : longueur totale. Les mensurations somatiques sont en millimètres.

N°	Sexe	Ps	Pe	a	b	c
Ensemble des données numériques de <i>Salamandra s. terrestris</i>						
01	F	192,0	42,0	85	55	140
02	F	171,0	48,0	80	60	140
03	F	70,0	36,0	60	40	100
04	F	127,0	40,0	80	60	140
05	F	110,0	34,0	70	50	120
06	F	228,0	46,0	85	65	150
07	F	104,0	31,5	70	50	120
08	F	110,0	36,0	65	50	115
09	M	97,5	34,0	70	50	120
10	M	89,0	39,0	73	55	128

N°	Sexe	Ps	Pe	a	b	c
11	M	108,0	38,0	75	50	125
12	J	31,0	21,5	42	27	69
13	M	88,5	32,0	70	40	110
14	J	42,0	20,6	48	34	82
15	J	67,3	25,0	64	46	110
16	F	144,9	33,4	79	58	137
17	F	110,3	36,6	74	48	122
18	F	115,2	32,2	80	64	144
19	F	177,8	42,6	85	63	148
20	F	107,0	34,4	73	50	123
21	F	92,2	26,4	70	50	120
22	F	123,5	31,6	64	50	114
23	J	62,2	20,5	60	43	103
24	J	62,9	31,6	62	37	99
25	M	77,8	34,3	65	49	114
Ensemble des données numériques de <i>Salamandra atra</i>						
01	F	103,3	32,6	66	58	124
02	J	13,5	10,0	33	25	58
03	M	51,1	24,5	58	46	104
04	M	32,6	21,8	46	36	82
05	M	55,1	30,0	58	49	105
06	J	16,5	17,3	38	30	67
07	M	63,3	25,6	62	57	117
08	F	84,2	30,4	66	53	117
09	F	48,8	27,6	60	49	107
10	F	82,3	31,0	67	61	129
11	J	22,4	17,9	44	33	78
12	M	63,5	27,6	68	59	124
13	J	9,5	7,4	31	21	51
14	J	26,2	17,4	46	38	85
15	J	11,3	9,2	31	22	53
16	F	53,3	22,2	60	44	104
17	M	59,5	29,2	63	53	115
18	M	60,0	28,4	61	58	119
19	F	50,2	24,0	60	46	105
Ensemble des données numériques de <i>Triturus alpestris</i>						
01	M	23,3	14,6	38	38	76
02	F	33,5	15,0	48	48	96
03	F	28,9	16,1	44	40	84
04	F	28,1	14,3	47	46	93
05	M	17,7	12,3	38	33	71
06	F	28,3	17,5	44	42	86
07	M	24,1	13,7	43	42	85
08	M	20,7	13,0	39	38	76
09	M	22,5	14,0	39	38	76
10	M	23,4	13,3	39	39	78

N°	Sexe	Ps	Pe	a	b	c
11	M	21,9	14,8	40	41	81
12	M	25,5	16,4	41	40	79
13	M	21,8	12,1	42	39	80
14	F	22,9	12,7	45	41	86
15	M	17,3	13,7	38	38	75
16	M	22,5	14,2	43	36	76
17	F	29,1	15,2	49	47	95
18	F	16,5	11,8	42	37	77
19	F	36,2	16,0	54	51	103
20	M	20,7	14,8	40	38	76
21	M	23,4	14,6	40	42	83
22	F	24,6	13,4	50	44	91
23	F	21,4	12,8	45	38	80
24	F	34,4	15,5	51	46	95

Ensemble des données numériques d'*Onychodactylus japonicus*

01	F	57,4	21,4	68	74	141
02	F	46,5	19,4	60	75	135
03	F	40,7	20,8	59	67	126
04	F	49,9	22,2	67	73	139
05	F	55,2	26,0	67	74	141
06	M	45,0	20,2	56	75	131
07	M	50,2	21,3	56	78	134
08	M	63,1	23,4	65	99	164
09	M	47,9	21,2	57	79	136
10	M	56,1	22,6	62	98	160
11	F	43,2	19,1	58	64	122
12	F	44,1	19,8	61	72	133
13	M	55,9	23,1	58	82	140
14	M	44,5	20,6	52	78	130
15	M	59,1	22,0	58	89	147
16	F	55,7	22,0	67	79	146
17	M	58,1	22,6	58	83	141
18	F	46,0	20,3	62	74	136

Ensemble des données numériques d'*Hydromantes italicus*

01	F	21,9	20,2	48	41	88
02	F	25,1	23,0	50	39	90
03	M	25,5	24,3	53	40	92
04	M	19,0	22,2	49	40	90
05	M	22,6	19,1	46	35	82
06	M	21,6	25,2	46	38	84
07	J	7,9	11,7	32	25	57
08	M	22,0	20,8	49	39	89
09	J	10,0	12,7	34	22	56
10	J	8,1	11,4	31	24	55
11	J	7,8	11,3	32	22	54

N°	Sexe	Ps	Pe	a	b	c
12	J	4,4	8,0	25	18	43
13	J	4,1	7,8	26	18	44
14	J	3,3	7,8	23	16	39
15	J	1,7	5,8	18	12	30
16	F	28,5	22,6	53	39	92
17	F	21,8	19,1	53	43	96
18	F	19,4	17,8	47	38	85
19	F	16,2	19,5	46	35	81
20	J	11,0	15,6	39	30	68
21	J	10,9	16,6	40	30	69
22	J	8,5	10,6	35	25	60
23	F	28,5	21,5	56	38	93
24	M	22,8	19,7	52	45	96

Ensemble des données numériques de *Batrachoseps attenuatus*

01	M	8,27	3,7	40	42	82
02	M	7,11	3,5	38	52	90
03	M	8,64	3,5	37	59	96
04	M	8,65	3,5	39	41	80
05	M	5,66	2,7	32	52	84
06	M	12,21	3,9	43	60	103
07	F	8,73	3,9	41	60	101
08	F	8,14	3,5	36	59	95
09	F	6,74	3,2	36	56	92
10	M	9,86	3,7	39	55	94
11	F	5,71	3,1	32	33	65
12	M	9,72	3,5	44	38	82
13	M	6,48	3,1	33	47	80
14	M	11,47	3,9	40	57	97
15	M	8,29	3,6	38	56	94
16	F	9,81	3,4	40	57	97
17	M	11,24	4,0	40	58	98
18	F	4,44	2,7	28	42	70
19	F	10,42	4,1	40	60	100
20	M	8,29	3,6	37	57	94
21	F	10,18	3,7	42	54	96
22	F	6,63	3,0	34	48	82
23	F	6,02	3,7	35	48	83
24	F	10,02	3,2	36	58	94
25	F	9,28	3,6	37	68	105

MÉTHODE

La méthodologie suivie pour l'estimation des paramètres (P_e : poids encéphalique, P_s : poids somatique, a : longueur museau-cloaque, b : longueur de la queue, c : longueur totale) a déjà été donnée (THIREAU et coll., 1973). La longueur de la tête d et la longueur du tronc e , n'ont été retenues que chez *S. s. fastuosa* (THIREAU et coll., 1973) ; chez les autres espèces, le pli gulaire est également présent mais n'est pas toujours parfaitement distinct. Nous verrons qu'il n'est pas nécessaire de multiplier le nombre des corrélations P_e /longueurs puisque, en définitive, le poids somatique s'avère la meilleure grandeur de référence au sein de l'ordre. De plus, en raison de son indépendance de la forme animale, le poids somatique autorise les comparaisons d'allométric encéphalique d'unités taxinomiques quelconques.

L'étude, par espèce, de la variabilité pondérale et métrique des divers paramètres n'a pas été réalisée ; en effet, il est plus aisé de choisir une grandeur de référence pour le P_e , à partir des diverses liaisons pondérale et métriques. Chaque fois que cela s'est présenté (*S. s. fastuosa*, *S. s. terrestris*, *S. atra*, *Hydromantes italicus*), nous avons isolé les individus juvéniles des adultes (par la taille, l'aspect du mamelon cloacal et le développement du tractus génital), puis les mêmes critères ont permis de reconnaître le sexe des adultes.

RÉSULTATS

MORPHOLOGIE EXTERNE DE L'ENCÉPHALE DES URODÈLES (fig. 1)

Les travaux quantitatifs d'anatomie comparée de l'encéphale des Urodèles (NEIMANIS, 1931 ; HOMEYER, 1951 ; NOLTE, 1953 ; RÖHRS, 1955) se référaient largement aux mensurations externes de cet organe. Récemment (THIREAU, 1975), nous avons dénoncé les inconvénients d'une telle méthodologie. Toutefois, si nous devons entreprendre une description de la morphologie externe encéphalique des Urodèles, l'étude des corrélations entre diverses mesures et la racine cubique du poids encéphalique donnerait des résultats dont la portée serait néanmoins limitée. Nous estimons que la figure 1 met clairement en évidence une variabilité interspécifique de la forme encéphalique chez les Urodèles. Il s'agit de l'illustration d'encéphales prélevés sur des adultes ; nous avons remarqué, au cours de l'ontogenèse d'une espèce, une modification de la forme encéphalique. Ce point a été étudié chez *Triturus vulgaris* (L.) par HOMEYER (1951).

L'encéphale de *Triturus alpestris* (fig. 1, D_2 , V_2 , L_2) est d'aspect peu différent de celui de *Salamandra* (FRANCIS, 1934 ; THIREAU et coll., 1973), de *Pleurodeles waltli* (SIGNORET, 1959), d'*Euproctus asper* (THIREAU, 1973) ou de *Triturus helveticus* (THIREAU, 1974). L'encéphale d'*Hydromantes italicus* répond également au type Salamandridé. En revanche, les encéphales d'*Onychodactylus japonicus* (fig. 1, D_1 , V_1 , L_1) et de *Batrachoseps attenuatus* (fig. 1, D_3 , V_3 , L_3) s'en séparent très nettement sans que l'on puisse, pour le moment, les retenir comme caractéristiques des Hynobidés d'une part et des Pléthodontidés d'autre part. L'important est que cette diversité morphologique des encéphales d'Urodèles traduit probablement une variété structurale dont nous avons entrepris l'étude (THIREAU, 1975).

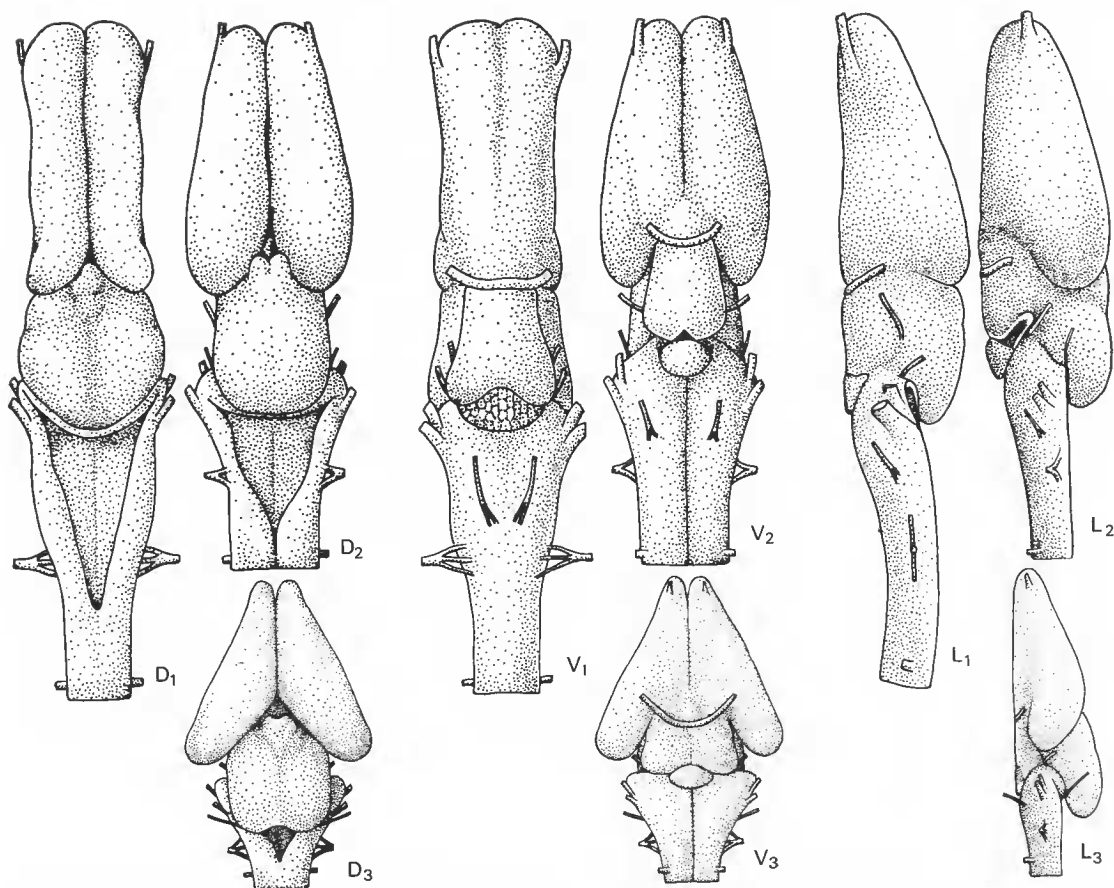


FIG. 1. — Morphologie externe en vue dorsale (D), ventrale (V) et latérale (L) de l'encéphale de divers Urodèles : *Onychodactylus japonicus* (1), *Triturus alpestris* (2) et *Batrachoseps attenuatus* (3). ($\times 9$)

LA LIAISON PONDÉRALE ENCÉPHALO-SOMATIQUE

Quelques auteurs ont déjà abordé (par d'autres voies) le problème de la croissance encéphalique. HOMEYER (1951), chez *Triturus vulgaris*, remarque l'existence de variations (en % d'une grandeur de référence) de la croissance encéphalique suivant trois phases : larvaire (jusqu'à la métamorphose), juvénile (jusqu'à la maturité sexuelle) et adulte. COCHILL (1914-1936) a étudié les rapports anatomiques et physiologiques de la croissance du système nerveux chez les Amphibiens.

Notre étude porte sur des séries d'individus de même espèce, dont l'évolution du poids encéphalique est suivie en liaison avec une grandeur de référence (pondérale ou métrique). C'est une allométrie encéphalique qui n'exprime (explicitement du moins) ni le développement, ni la maturation encéphaliques, mais un simple *accroissement* relatif ; les facteurs modificateurs de la croissance ayant un effet multiplicateur et non pas additif,

l'allométrie recherchée s'exprime par une fonction puissance $y = bx^a$. Au cours de la présentation de nos résultats, nous discuterons de la signification des variations du taux d'allométrie encéphalique (α) chez les Urodèles. Auparavant, il convient de choisir une grandeur de référence liée à la croissance encéphalique.

1. Choix du poids somatique (Ps) comme grandeur de référence

Sur 9 espèces d'Urodèles étudiées (tableau III), 7 présentent une liaison plus étroite pour Pe/Ps que pour Pe/Longueur. Deux cas font exception : *Salamandra s. fastuosa* et *Batrachoseps attenuatus*. Chez la sous-espèce *S. s. fastuosa*, la liaison Pe/a ($r = 0,9690$) est un peu plus étroite que la liaison Pe/Ps ($r = 0,9672$), ce qui ne semble pas significatif puisque, chez la forme voisine, *S. s. terrestris*, la liaison Pe/Ps ($r = 0,8325$) est plus rigide que chez toute autre (Pe/a : $r = 0,8021$, Pe/b : $r = 0,7250$ et Pe/c : $r = 0,7826$). En revanche, chez *Batrachoseps attenuatus*, la liaison Pc/Ps ($r = 0,7898$) est plus lâche que la liaison Pe/a ($r = 0,8268$). Doit-on retenir cette dernière ? La corrélation ($r = 0,4273$) de la liaison Pe/b explique que la liaison Pe/c ($r = 0,6603$) soit beaucoup moins étroite que celle liant Pe à a. Ceci témoigne d'une grande variabilité sur la mesure de la longueur de la queue (b), probablement mutilée chez certains individus. En conséquence, la masse somatique varie conjointement et cette grandeur de référence semble moins satisfaisante que la longueur a. Si nous arrivions à soustraire les individus mutilés du lot total de *Batrachoseps attenuatus* (au moyen de radiographies, par exemple), nous trouverions une corrélation beaucoup plus fiable pour la liaison Pe/Ps. Il se pourrait aussi que son étroitesse dépasse celle de la liaison Pe/a, puisqu'il en est ainsi chez les autres Urodèles étudiés. En somme, un fait semble avoir une valeur générale, à savoir que le poids encéphalique est plus lié au poids qu'à la dimension des individus (du moins dans les populations sauvages).

Considérons maintenant les liaisons du type Pe/longueur. Chez 5 espèces, la liaison Pe/a est plus étroite que les 2 autres (*S. s. fastuosa*, *S. s. terrestris*, *Triturus h. helveticus*, *Euproctus asper castelmouliensis* et *Batrachoseps attenuatus*). Pour *Salamandra atra*, *Onychodactylus japonicus* et *Hydromantes italicus*, c est la meilleure grandeur de référence. Chez *Triturus a. alpestris*, il conviendrait de retenir b. Si de toutes les liaisons d'allométrie (Pe/Ps, Pe/a, Pe/b et Pe/c) la liaison pondérale est, après examen, la meilleure, la question n'est pas aussi simple dans le choix d'une grandeur de référence métrique généralisable. Il semble qu'il y ait plusieurs raisons à cela. Nous avons déjà dénoncé les mutilations de la queue et les perturbations qu'elles entraînent sur les liaisons métriques et pondérale. La prise en considération des liaisons du type Longueur/Ps confirme le bien-fondé du choix de a à la place de Ps (dans la liaison encéphalique) pour 3 espèces : *S. s. fastuosa*, *Euproctus asper castelmouliensis* et *Batrachoseps attenuatus*. La longueur c est à retenir chez *Onychodactylus japonicus*. En revanche, chez *S. s. terrestris* et *T. t. helveticus*, on peut conserver les longueurs a ou c, mais il vaut mieux éliminer la longueur b, comme d'ailleurs chez *S. atra* ou *Hydromantes italicus*. Chez *T. a. alpestris* seulement, la longueur b peut être retenue tandis que a serait à éliminer. Ce résultat assez surprenant laisse soupçonner une forme d'hétérogénéité dans le lot d'individus étudiés. Quelle en est la nature ? Une corrélation faiblée pour les liaisons Pe/Longueur se retrouve chez deux autres espèces (*Onychodactylus japonicus* et *Euproctus a. castelmouliensis*) présentant un net dimorphisme sexuel. C'est

un argument en faveur de l'hypothèse d'un phénomène analogue chez *T. a. alpestris*. Un effectif plus grand d'individus moins dispersés géographiquement permettrait peut-être de mieux analyser ce problème.

En somme, il est bien difficile de dégager, chez les Urodèles, une règle générale pour l'usage d'une dimension métrique particulière en liaison avec le poids encéphalique. Ce qui importe, c'est de souligner le caractère général du choix du poids somatique, tant au sein de l'ordre que dans les comparaisons avec d'autres animaux.

2. Valeurs de l'allométrie pondérale encéphalo-somatique

L'analyse de l'allométrie pondérale encéphalo-somatique à partir d'une distribution d'individus d'une même espèce revient à un problème de corrélation statistique, exprimant au mieux « ... la loi fonctionnelle qui unirait les deux variables comparées, si toutes les causes de perturbations pouvaient être éliminées » (TEISSIER, 1955). La valeur de l'allométrie pondérale encéphalo-somatique change, selon l'expression mathématique utilisée, selon l'effectif, la provenance et la maturité des individus d'une même espèce, enfin, selon l'espèce considérée.

a — Expression mathématique de l'allométrie

La formule de SNELL (1892) lie le poids encéphalique Pe au poids somatique Ps par la relation $Pe = b Ps^{\alpha}$; c'est une équation de la forme $y = bx^{\alpha}$. Sa représentation graphique est un arc de courbe puissance, devenant une droite après transformation logarithmique. Selon TEISSIER (1948), dans la majorité des allométries, le nuage des points de la distribution est plus normal quand il est construit à partir du logarithme des mesures : la régression logarithmique est mieux fondée biologiquement que la régression linéaire. L'allométrie Pe/Ps exprime l'inégale sensibilité des 2 paramètres au même ensemble de fluctuations. La corrélation exprime la dispersion des points figuratifs autour de la droite d'allométrie ; elle est d'autant plus étroite que le nombre de fluctuations liées est grand.

Plusieurs méthodes de calcul permettent de déterminer la pente de la droite d'ajustement du nuage de points représentatifs des individus : le coefficient de régression (CR), l'axe majeur réduit (AMR) et l'axe principal de l'ellipse de distribution (AP). Nous nous référons à TEISSIER (1948) pour choisir le mode d'expression le plus souhaitable.

Le calcul de la régression du poids encéphalique (Pe) au poids somatique (Ps) pose Pe comme variable dépendante de Ps qui joue le rôle de variable indépendante. Cette condition est acceptable puisque l'encéphale est un organe de petite taille, comparé au corps tout entier. L'axe principal de l'ellipse de distribution des points peut apparaître satisfaisant d'un point de vue géométrique mais, sur le plan statistique, il donne trop de poids aux points situés aux pôles ; d'autre part, l'on ne peut pas exprimer en termes d'erreur la distance entre un point figuratif et l'AP. L'axe majeur réduit est la transposition, dans le calcul, d'une méthode d'interpolation graphique (rendant minimale la somme du produit des écarts de y pour x constant et de x pour y constant). Sa construction est symétrique par rapport aux variables Pe et Ps , la pente de cette droite est indépendante de la valeur du coefficient de corrélation de la liaison Pe/Ps . Pour r proche de 1, les droites CR et AP

s'écartent peu de l'AMR, dont la pente est intermédiaire entre celle de l'AP et la bissectrice des deux lignes de régression (CR : pour Pe variable dépendante de Ps, et C'R' : pour Pe variable indépendante).

Le problème posé n'a donc pas de solution unique. Toutefois, l'expression de l'allométrie de la liaison Pe/Ps par l'axe majeur réduit nous semble préférable, pour les raisons que nous venons d'exposer et qui ont été empruntées à TEISSIER (1948). Les travaux ultérieurs de cet auteur ont montré le bien-fondé de ce mode d'expression : « ... quand les informations se limitent à celles qu'apporte la connaissance de deux mesures pratiquées sur chacun des individus étudiés, l'axe majeur réduit est généralement la droite d'ajustement qui fournit l'estimation la plus raisonnable de la relation structurale cherchée. » (TEISSIER, 1961.)

b — Variations de l'allométrie d'une espèce (fig. 2 et 3)

L'expression de l'allométrie par la valeur de l'AMR est directement libérée de l'étroite

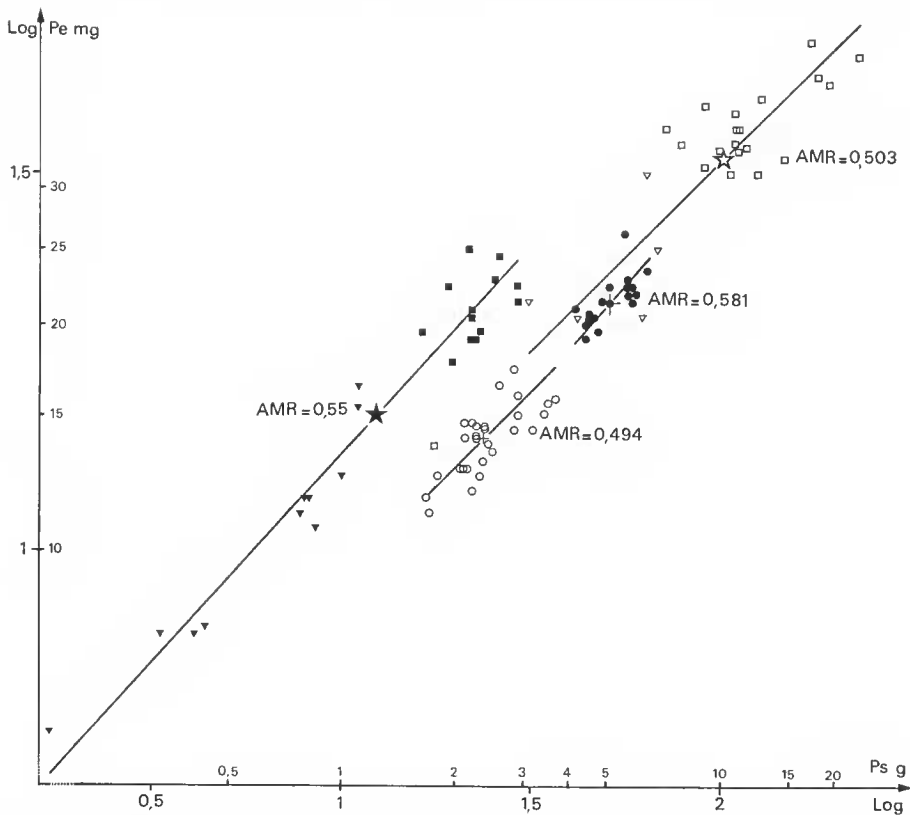


FIG. 2. — La relation pondérale encéphalo-somatique Pe/Ps chez *Hydromantes italicus* (juvéniles : triangles noirs ; adultes : carrés noirs ; centre de gravité de la distribution : étoile noire), *Salamandra s. terrestris* (juvéniles : triangles blancs ; adultes : carrés blancs ; centre de gravité : étoile blanche), *Triturus a. alpestris* (cercles blancs ; centre de gravité : croix), *Onychodactylus japonicus* (cercles noirs ; centre de gravité : croix). Le taux d'allométrie est exprimé, pour chaque espèce, par la valeur de l'axe majeur réduit (AMR).

tesse de la corrélation de la distribution (à l'encontre du CR). Toutefois, la valeur de l'allométrie est tributaire de l'effectif de la série (donc indirectement de sa corrélation). Il est admis, en général, qu'un effectif statistique est faible pour $N = 30$; dans ces conditions seulement 3 des espèces étudiées (*S. s. fastuosa*, *T. h. helveticus* et *E. a. castelmouliensis*) présenteraient alors des garanties suffisantes ! Mises à part d'éventuelles erreurs techniques ou méthodologiques (que nous pouvons considérer comme relativement faibles ou constantes), d'autres facteurs plus importants modifient la valeur de l'allométrie.

TABLEAU III. — L'allométrie des relations intraspécifiques centrées sur l'encéphale des Urodèles.

	N	Pe/Ps	Pe/a	Pe/b	Pe/c	a/Ps	b/Ps	c/Ps
<i>Salamandra s. fastuosa</i>	82	0,480 ¹ 0,9672 ²	1,391 0,9690	1,191 0,9412	1,310 0,9686	0,345 0,9825	0,402 0,9554	0,366 0,9809
<i>Salamandra s. terrestris</i>	25	0,503 0,8325	1,358 0,8024	1,105 0,7250	1,268 0,7826	0,370 0,9291	0,455 0,9006	0,396 0,9345
<i>Salamandra atra</i> ³	14	0,481 0,8841	1,408 0,8149	1,045 0,8251	1,279 0,8306	0,342 0,9146	0,461 0,8639	0,377 0,9125
<i>Triturus h. helveticus</i>	78	0,561 0,7425	1,618 0,6879	1,437 0,6187	1,613 0,6831	0,347 0,8748	0,391 0,8556	0,348 0,9003
<i>Triturus a. alpestris</i>	24	0,494 0,7109	0,994 0,3161	0,995 0,5183	1,041 0,4554	0,496 0,7649	0,496 0,8540	0,474 0,8658
<i>Euproctus asper castelmouliensis</i>	33	0,406 0,8290	1,661 0,6351	1,299 0,4469	1,652 0,6017	0,244 0,6492	0,312 0,4546	0,246 0,5729
<i>Onychodactylus japonicus</i>	18	0,581 0,7431	0,994 0,4411	0,667 0,5082	1,020 0,6401	0,584 0,4519	0,872 0,7564	0,570 0,8558
<i>Hydromantes italicus</i>	24	0,550 0,9735	1,323 0,9673	1,150 0,9626	1,250 0,9707	0,416 0,9895	0,478 0,9731	0,440 0,9871
<i>Batrachoseps attenuatus</i> ⁴	25	0,440 0,7898	1,068 0,8268	0,649 0,4273	0,938 0,6603	0,412 0,8775	0,678 0,5207	0,469 0,7631
Moyenne ⁵ Ma		0,500	1,313	1,060	1,263	0,395	0,505	0,369
Mp		0,498	1,341	1,087	1,270	0,386	0,500	0,413

1. Axe majeur réduit.

2. Coefficient de corrélation.

3. Individus adultes seulement.

4. Le poids somatique et les diverses mesures sont estimés sur animal frais, le poids encéphalique est mesuré après une longue fixation.

5. La moyenne est calculée par deux méthodes : Ma (moyenne arithmétique) et Mp (moyenne pondérée).

En effet, nous avons remarqué chez l'Euprocte (THIREAU, 1973) et chez le Triton palmé (THIREAU, 1974) une difficulté à extrapoler la droite d'allométrie significative de chaque distribution. Chez l'Euprocte, il a été nécessaire d'étudier *E. a. castelmouliensis* (Bagnères-de-Bigorre) sans y adjoindre le lot d'*Euproctus asper* (Aulus-les-Bains) : la localité de provenance de nos animaux (distinction subsécifique) intervient probablement (THIREAU, 1973), ce qui n'a pas pu se manifester chez *Hydromantes italicus* en raison du faible effectif

de l'un des lots. Même chez une espèce considérée comme peu variable (*T. h. helveticus*), la provenance des animaux a une répercussion sur la dispersion des points qui constituent des sous-groupes dans le nuage général. Le nombre élevé de localités de récolte (7) donne une représentation stratifiée (mieux équilibrée que pour l'Euproète) et la valeur de l'AMR est caractéristique de la sous-espèce, *T. h. helveticus*. Un autre facteur de fluctuation est lié à l'écologie des animaux. La simple pondération des individus femelles gravides élimine la plus forte des variations pondérales somatiques eyeliques. Mais il serait intéressant de suivre des séries d'individus d'une même population ; il se pourrait qu'apparaisse une évolution pondérale eyelique, liée à des périodes particulières telles que l'estivation, l'hibernation, les phases aquatique ou terrestre... Qu'en résulterait-il alors pour l'allométrie pondérale encéphalo-somatique ? Nous avons admis en principe, sans vraiment le prouver expérimentalement (sauf peut-être avec l'exemple de *S. s. terrestris* et *S. atra*, cf. tabl. III), que l'allométrie Pe/Ps suit la même fluctuation que lors du choix de séries géographiquement différentes. Si l'une des variables seulement (Ps) intègre l'évolution pondérale cyclique (croissance sélective), l'allométrie ne serait pas modifiée pour un taux constant d'augmentation du Ps, mais cette situation n'a pas été constatée pratiquement. Nous estimons avoir bien remédié aux variations pondérales perturbatrices de la loi recherchée, en particulier en ne prenant que des individus sauvages. Dans les élevages, la variation du Ps est parfois très élevée et, en tout cas, jamais le reflet d'une fluctuation naturelle. Celle-ci, chez *T. h. helveticus* comme chez *T. a. alpestris* résulte surtout de la variabilité géographique, mais aussi de l'évolution pondérale eyelique.

Un autre facteur de variation intraspécifique de l'allométrie Pe/Ps, dont nous avons déjà signalé l'originalité (THIREAU et BAUCHOT, 1974), a été reconnu chez *Salamandra atra* (espèce vivipare). L'étude d'*Hydromantes italicus* (espèce ovipare) a porté sur 11 individus juvéniles pour un effectif total $N = 24$: il n'a pas été possible de mettre en évidence un stade critique (point anguleux) entre une allométrie de croissance et une allométrie de taille. Ce fait vient corroborer l'hypothèse d'un lien entre la viviparité et la manifestation d'une allométrie de croissance fœtale chez les juvéniles de *S. atra*. Une étude en cours sur *Nectophrynoides occidentalis* (Bufonidé vivipare) devrait apporter une argumentation intéressante, de même que l'approche (qui reste à entreprendre) du contrôle physiologique (hormonal ?) de la croissance encéphalique. Enfin, l'examen et l'étude des nuages de dispersion (Pe/Ps) d'Urodèles adultes d'espèces variées montre qu'il n'existe pas d'allométrie propre à chacun des sexes, tout au plus peut-on noter le fractionnement en 2 sous-groupes de points successifs, comme chez l'Euproète (THIREAU, 1973).

En somme, des facteurs d'échantillonnage, génétiques, géographiques, écologiques, physiologiques, biologiques, etc. sont responsables, à des degrés divers, avec une sélectivité plus ou moins tranchée, de la variation de l'allométrie d'une espèce ; c'est une question qui mériterait d'être reprise en analyse factorielle.

c — Variation de l'allométrie et phylogénie

Nous venons de voir que, dans une même espèce, l'allométrie pouvait varier selon un certain nombre de facteurs qui peuvent être répertoriés mais dont la distribution n'est pas toujours évidente. Ceci conduit à une certaine prudence quant à la signification de l'allométrie spécifique. Un fait, pourtant, est intéressant à souligner. Comme nous l'avons déjà signalé (THIREAU et BAUCHOT, 1974) chez la Salamandre, on peut déceler une allométrie

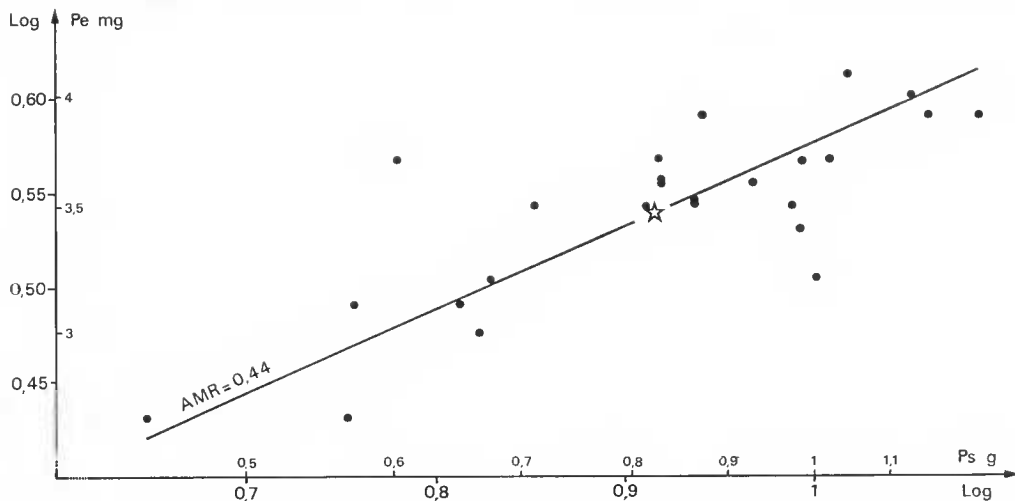


FIG. 3. — La relation pondérale encéphalo-somatique Pe/Ps chez *Batrachoseps attenuatus*. Chaque cercle représente un individu, l'étoile marque le centre de gravité de la distribution dont l'allométrie est exprimée par la valeur de l'axe majeur réduit (AMR). Le poids somatique (Ps) est une valeur « fraîche », tandis que le poids encéphalique (Pe) est mesuré après une longue fixation.

de taille sensiblement constante d'une espèce à l'autre ($AMR = 0,480$ chez *S. s. fastuosa*, $AMR = 0,503$ chez *S. s. terrestris* et $AMR = 0,481$ chez *S. atra*). Partant de cette remarque nous pourrions conclure à l'existence d'une allométrie propre au genre *Salamandra*. Seulement, la prise en considération de *T. h. helveticus* ($AMR = 0,561$) et de *T. a. alpestris* ($AMR = 0,494$), ainsi que l'examen d'ensemble des Salamandridés étudiés (*Salamandra*, *Triturus* et *Euproctus*), remettent en question la précédente remarque. Chez les Pléthodontidés, nous sommes aussi en présence d'une allométrie variable ($AMR = 0,550$ pour *Hydromantes italicus* et $AMR = 0,440$ chez *Batrachoseps attenuatus*). Faut-il alors renoncer à donner une signification systématique aux variations de l'allométrie Pe/Ps chez les Urodèles ? Il semble bien, en tout cas (et l'étude des causes de la variation allométrique d'une espèce l'indique clairement), que des facteurs biologiques ont un impact sur l'allométrie. Mais alors comment interpréter une grande différence de l'allométrie entre *T. h. helveticus* ($AMR = 0,561$) et *T. a. alpestris* ($AMR = 0,494$), dont la parenté et la biologie sont voisines ? Devant de telles difficultés d'interprétation, nous avons pensé utile de considérer la moyenne des diverses valeurs de l'allométrie. Chaque liaison (tabl. III) est caractérisée par une moyenne arithmétique (Ma) et une moyenne pondérée (Mp), cette dernière permettant de donner plus de poids aux distributions à forte corrélation. Pour la liaison Pe/Ps , toutes les espèces présentent une bonne corrélation, aussi $Ma = 0,500$ diffère très peu de $Mp = 0,498$. L'établissement d'une allométrie moyenne chez les Urodèles présente un intérêt. En effet, nous remarquons alors que le genre *Salamandra* s'approche, à ce point de vue, de l'Urodèle « moyen ». Mais il convient d'être prudent et d'attendre nos résultats sur l'encéphalisation et la neuroanatomie quantitative pour mieux aborder la question de l'évolution du groupe. L'idée avait été émise (BAUCHOT et coll., 1973) d'accorder une valeur évolutive à la diminution du coefficient d'allométrie (α) quand on passe des Vertébrés pri-

mitifs aux groupes plus évolués. Chez les Mammifères $\alpha = 0,25$ (BAUCHOT, 1972), chez les Sauriens $\alpha = 0,39$ (PLATEL, 1972), chez les Téléostéens $\alpha = 0,46$ (RIDET, 1973), et nous venons de trouver chez les Urodèles une valeur $\alpha = 0,5$.

Les Urodèles ont donc une allométrie moyenne plus forte que les Téléostéens. Ce résultat assez surprenant vient-il à l'encontre de notre hypothèse ? Pourtant l'allométrie pondérale encéphalo-somatique moyenne des Urodèles est nettement supérieure à celle des Sauriens et des Mammifères, aussi notre hypothèse reste-t-elle soutenable. On peut se demander si les paliers évolutifs que nous recherchons ne seraient pas plus évidents dans une comparaison entre classes (les comparaisons d'un ordre à l'autre marqueraient des séries continues chevauchantes ?). Attendons d'autres résultats qui éclaireront peut-être ce problème.

CONCLUSION

La liaison pondérale encéphalo-somatique (Pe/Ps) des Urodèles est celle qui présente la meilleure corrélation quand on lie le poids encéphalique à d'autres grandeurs de référence. Nous avons choisi d'exprimer cette allométrie par l'axe majeur réduit dont la valeur varie, pour une même espèce, en fonction d'un certain nombre de facteurs. L'allométrie moyenne des Urodèles (d'après l'étude de 9 espèces et sous-espèces) est $\alpha = 0,5$. Ce résultat ne satisfait qu'en partie l'hypothèse qui accorde une signification évolutive à ce coefficient. La recherche de l'allométrie moyenne d'autres groupes taxinomiques que les Mammifères, les Sauriens et les Téléostéens (bien connus à cet égard) devrait éclairer le problème soulevé ; il se peut aussi que l'utilisation de l'analyse factorielle et d'autres méthodes d'investigation puisse contribuer à sa compréhension.

Remerciements

Jc remercie bien vivement M. le Pr R. BAUCHOT de ses conseils et M. le Pr J. GUIBÉ qui m'a permis d'obtenir la mission 1973-86 du MNHN.

Une partie des animaux étudiés m'a été donnée par S. ARNOLD, M.-L. et R. BAUCHOT, J. FRETEY, M. GOUBAULT, M. KURAMOTO, B. LANZA et R. THORN que je remercie ainsi que MM. G.-F. DE WITTE et J. SARDOU qui m'ont communiqué de précieux renseignements sur le biotope d'*Hydromantes*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BAUCHOT, R., 1972. — Encéphalisation et phylogénie. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **275** : 441-443.
- BAUCHOT, R., R. PLATEL, J.-M. RIDET et M. THIREAU, 1973. — L'encéphale de *Salmo gairdneri* Richardson (Truite Arc-en-ciel) (Pisces, Teleostei, Salmonidae). Recherche d'une grandeur de référence pour des études quantitatives. *Acta Zool., Stockh.*, **54** : 53-64.
- COGHILL, G. E., 1914. — 1936. — Correlated anatomical and physiological studies of the growth of the nervous system of Amphibia, I-XII. *J. comp. Neurol.*, **24-64**.

- FRANCIS, E. T. B., 1934. — The anatomy of the Salamander. Clarendon, Oxford, I-XXI, 381 p.
- HOMMEYER, B., 1951. — Die Ontogenese cytoarchitektonischer Einheiten im Vorderhirn von *Triturus vulgaris* L. *Zool. Jb., Physiol.*, Jena, **63** : 25-63.
- NEIMANIS, E., 1931. — Individual variation of form of the brain of *Triton cristatus* Laur. and its relation to the specific variation of the brain Urodela. *Latv. biol. Biedr. Rak.*, **2** : 67-92.
- NOLTE, A., 1953. — Die Abhängigkeit der Proportionierung und Cytoarchitektonik des Gehirns von Körpergrösse bei Urodelen. *Zool. Jb., Physiol.*, Jena, **64** : 538-598.
- PLATEL, R., 1972. — Les relations pondérales encéphalo-somatiques chez les Reptiles Sauriens. *C. r. hebdomadaire Séances Acad. Sci., Paris*, sér. D, **274** : 2181-2184.
- RIDET, J.-M., 1973. — Les relations pondérales encéphalo-somatiques chez les Poissons Téléostéens. *C. r. hebdomadaire Séances Acad. Sci., Paris*, sér. D, **276** : 1437-1440.
- RÖHRS, M., 1955. — Vergleichende Untersuchungen an Hirnen verschiedener Urodelen. *Z. wiss. Zool.*, Leipzig, **158** (2/4) : 341-420.
- SIGNORET, J., 1959. — Anatomie de la région céphalique chez *Pleurodeles waltli* Michahelles. *Bull. Soc. zool. Fr.*, Paris, **84** (1) : 33-51.
- SNELL, O., 1892. — Die Abhängigkeit des Hirngewicht und den geistigen Fähigkeiten. *Arch. Psychiat. Nervkrankh.*, **23** : 436-446.
- TEISSIER, G., 1948. — La relation d'allométrie, sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, **4** : 14-53.
- 1955. — Sur la détermination de l'axe d'un nuage rectiligne de points. *Biometrics*, **11** : 344-357.
- 1961. — Choix des paramètres définissant une relation structurale linéaire dans la pratique biométrique. *Biométrie-Praximétrie* : 137-158.
- THIREAU, M., 1973. — L'encéphale de l'Euprocte des Pyrénées, *Euproctus asper* (Dugès, 1852) (Amphibia, Caudata, Salamandridae). La relation encéphalo-somatique et le dimorphisme sexuel. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 188, Zool. 127 : 1497-1513.
- 1974. — L'encéphale de *Triturus helveticus helveticus* (Razoumowsky, 1789) (Amphibia, Caudata, Salamandridae). Étude préalable à des recherches quantitatives. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 199, Zool. 131 : 1621-1631.
- 1975. — Étude cytoarchitecturale qualitative et quantitative du télencéphale de *Salamandra salamandra* (L.) (Amphibia, Caudata, Salamandridae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 297, Zool. 207 : 503-535.
- THIREAU, M., et R. BAUCHOT, 1974. — Modification de l'allométrie pondérale encéphalo-somatique au cours de la croissance chez *Salamandra atra* Laurenti (Amphibia, Caudata, Salamandridae). Liaison avec la viviparité ? *C. r. hebdomadaire Séances Acad. Sci., Paris*, sér. D, **278** : 919-922.
- THIREAU, M., R. BAUCHOT, R. PLATEL et J.-M. RIDET, 1973. — L'encéphale de *Salamandra fastuosa* Schreiber, 1912 (Amphibia, Caudata, Salamandridae). Étude préalable à des recherches quantitatives. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 106, Zool. 80 : 49-65.

Manuscrit déposé le 24 janvier 1974.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3^e sér., n° 297, mars-avril 1975,
Zoologie 207 : 467-482.

Achévé d'imprimer le 19 juillet 1975.